Biologie, Verbreitung und Systematik des Komplexes von *Heterogynis paradoxa* Rambur, 1837 mit Beschreibung von *Heterogynis yerayi* sp. n. aus dem Kantabrischen Gebirge, Spanien (Lepidoptera: Zygaenoidea, Heterogynidae)

Josef J. de Freina

Josef J. de Freina, Eduard-Schmid-Straße 10, D-81541 München, Deutschland; defreina.j@online.de

Zusammenfassung: Biologie, Verbreitung und Systematik der als Artenkomplex erkannten Gruppe von *Heterogynis paradoxa* Rambur, 1837 werden bearbeitet. Deren Entwicklungszyklus wird beschrieben, Raupe, Hibernaculum, Gespinste beider Geschlechter, Männchen, Fühlerstruktur, Futterpflanzen und charakteristische Lebensräume werden abgebildet. Ihre isolierten, sehr standorttreuen Populationen befinden sich in einem fortgeschrittenen Spezifizierungsprozeß. Sie sind ökologisch eng an den jeweiligen Lebensraum angepaßt. Die Artengruppe ist aus den Regionen Kantabrien, Castilla-León bis Zentralspanien, Nordportugal und Andalusien bekannt. *H. paradoxa paradoxa*, von der **ein ♂-Neotypus designiert wird** (Spanien, Sierra Nevada, Pto. del Lobo, in ZSM), und *H. paradoxa bejarensis* Chapman, 1902 **stat. rev.** werden als zwei Unterarten aufgefaßt. Sie sind geographisch und demzufolge auch reproduktiv isoliert. Erstmals in kantabrischen Gebirgen nachgewiesene Populationen werden aufgrund morphologischer und ökologischer Merkmale als *Heterogynis* ***yerayi*** **sp. n.** beschrieben (♂ Holotypus via CdFM in Museum Witt, München). Außerdem wird die verwandtschaftliche Nähe von *H. jellaba* de Freina, 2003 und *H. rifensis* de Freina, 2003 zur *paradoxa*-Gruppe erörtert. *Heterogynis penella ucedinis* Chapman, 1907 wird als *Nomen dubium* behandelt.

Notes on biology, distribution and taxonomy of the complex of *Heterogynis paradoxa* Rambur, 1837, with description of *Heterogynis yerayi* sp. n. from the Cantabrian Mountains (Lepidoptera: Zygaenoidea, Heterogynidae)

Abstract: Details on the biology, distribution and classification of the complex of *H. paradoxa* Rambur, 1837 are presented. Recent field observations as well as rearings revealed supplementary information on preimaginal instars, cocoon characters, habitat preference and foodplants. An account of the poorly known life cycle of the complex of *H. paradoxa* is given; larva, hibernaculum, cocoons of both genders, male antennal structure, larval host plants and characteristic habitats of its infraspecific taxa are illustrated. The *paradoxa*-complex is recognized as a group of localised populations in isolated colonies, which are in the process of speciation. They are ecologically well-adapted and do not move far from their natural habitat. It is restricted to Cantabria, the western half and centre of the Iberian peninsula, northern Portugal and Andalusia. A critical evaluation of reliable characters in the imagines of *H. paradoxa* and their biology revealed two apparently distinct subspecies: *H. paradoxa paradoxa* (a **neotype ♂ is designated** from Spain, Sierra Nevada, Pto. del Lobo, deposited in ZSM), and *H. paradoxa bejarensis* Chapman, 1902 **stat. rev.** from Central Spain. Both are shown to be geographically and thus reproductively isolated from each other. Another remarkable heterogeneity was found between *H. paradoxa* and populations of the Cantabrian mountain range. The morphological differences between these populations and the known samples of the complex of *H. paradoxa* as well as its ecological adaptation are interpreted as characterising a distinct species, herein described as *H.* ***yerayi*** **sp. n.** (holotype ♂ via CdFM in coll. Museum Witt, München, and eventually in ZSM). The relationship of *H. jellaba* de Freina, 2003 and *H. rifensis* de Freina, 2003 to the *paradoxa*-group is discussed. The taxon *H. penella ucedinis* Chapman, 1907 is shown to be a *nomen dubium.*

Nuevas notas de la biología, distribución y taxonomía del complejo *Heterogynis paradoxa* Rambur, 1837 con la descripción de *Heterogynis yerayi* sp. n. de la Cordillera Cantábrica (Lepidoptera: Zygaenoidea, Heterogynidae)

Resumen: La biología del complejo *H. paradoxa* Rambur, 1837 es un grupo con poblaciones filopátricas poco conocidas, que están en proceso de especiación. Sus poblaciones parecen estar localizadas en colonias aisladas, se encuentran ecológicamente adaptadas y no se alejan de su hábitat natural. Observaciones de campo en el centro y norte de España, así como la cría en cautividad de larvas procedentes de la Sierra de Gredos, han proporcionado información adicional de los estadíos preimaginales, características del capullo, preferencias de hábitat y plantas nutricias. Se ilustran las larvas, los capullos de ambos sexos, la estructura antenal de los machos, el hibernáculo, los hábitats característicos de la especie, sus plantas nutricias, sus taxones infraespecíficos y su ciclo vital. La especie conocida hasta ahora como *H. paradoxa*, está restringida a la mitad occidental de la Península Ibérica; desde Castilla y León hasta el centro de España, norte de Portugal y Sierra Nevada. Una evaluación crítica de las características fiables para la identificación de los imagos, así como de su biología, han revelado dos subespecies bien diferenciadas: *H. paradoxa paradoxa*, de Sierra Nevada, y *H. paradoxa bejarensis* Chapman, 1902 **stat. rev.**, de la Sierra de Gredos. Ambas parecen estar geográfica y reproductivamente aisladas la una de la otra. Se **designa un ♂ neotipo** (España, Sierra Nevada, Pto. del Lobo, en ZSM) para esta subspecie nominotípica. Se da a conocer otro nuevo e interesante heterogínido, encontrado en las poblaciones de los Montes Cantábricos. Las diferencias entre los individuos de esta población y las muestras conocidas del complejo *H. paradoxa*, así como su adaptación ecológica, indican que se trata de una especie diferente, descrita aquí como *H.* ***yerayi*** **sp. n.** (holotipo ♂ en CMWM, finalamente en ZSM). Se discute la estrecha relación filogenética existente entre el grupo *paradoxa* y las especies marroquíes *H. jellaba* de Freina, 2003 y *H. rifensis* de Freina, 2003. El estatus de *H. penella ucedinis* Chapman, 1907 se establece como *nomen dubium.*

Einleitung

Die Kenntnisse über die extrem sexualdimorphen Heterogynidae sind, verglichen mit denen über andere Familien der Zygaenoidea, nach wie vor lückenhaft. Das mag an der geringen Attraktivität der Arten mit ihren kleinen, trist rußig schwarzen und intraspezifisch unspektakulär differenzierten ♂♂, den „nicht sammlungswürdigen“ madenförmigen ♀♀ sowie den unansehnlichen, trägen Raupen liegen; Gründe, die die Auf-

merksamkeit der Sammler für diese reliktäre Insektengruppe nicht gefördert haben. Auch die eher versteckte Lebensweise der Tiere und ihr komplizierter Entwicklungszyklus tragen zu ihrer Vernachlässigung bei. Soweit überhaupt Zuchten durchgeführt wurden, verbrachte man fast ausnahmslos nur die ♂♂ in Sammlungen. Die flügellosen, madenförmigen ♀♀ und aussagekräftige Hinweise zur Biologie wie Präimaginalstadien, Gespinste beider Geschlechter oder Exuvien wanderten dagegen bis auf wenige Ausnahmen unausgewertet in den Abfall. Deshalb finden sich in Sammlungen nur wenige derartige, zur Bewertung der Populationen und Arten unerläßliche Präparate.

Entgegen früherer Angaben (Hopp 1923, Seitz & Gaede 1926) ist die Verbreitung der Familie Heterogynidae Rambur, 1837 auf Europa und Nordafrika beschränkt, da sich die südafrikanische Gattung *Janseola* Hopp, 1923, früher den Heterogynidae zugeordnet, als den Procridinae (Zygaenidae) zugehörig erwies (Zilli 1998).

In der Gattung *Heterogynis* kennt man bisher 8 Arten. Die Immobilität der larviformen ♀♀ hat jedoch die Diversifizierung von Populationen und die Entstehung von lokalen Biospezies begünstigt, so daß mit der Entdeckung weiterer Arten wie der hier beschriebenen *H. yerayi* sp. n. zu rechnen ist.

Über die Morphologie, die unterschiedlichen Habitatansprüche und Verbreitung dieser Arten herrscht noch erhebliche Unklarheit. So wurden etwa in Unkenntnis der Diversität dieser Gruppe die meisten Populationen und beschriebenen Taxa *Heterogynis penella* (Hübner, [1819]) zugeordnet, obwohl sie teilweise oder ausschließlich auf Artrang zu interpretieren sind wie etwa *H. canalensis* Chapman, 1904. Deshalb sind ältere Verbreitungsbilder und Aussagen zu Wirtspflanzen meist undifferenziert, teilweise auch falsch und nur bedingt verwertbar. Davon auszunehmen sind die Beiträge Chapmans, dessen subtile Beobachtungen die Grundlage für ein besseres Verständnis dieser Insektengruppe schufen.

Über mehrere Jahre hat der Autor nach Lebensräumen von Heterogyniden gesucht, um die richtungweisenden Forschungsarbeiten von Rambur (1837), Chapman (1898, 1902, 1904a, 1904b, 1905), Vegliante & Zilli (2004), Zilli & Racheli (1989, 1990) wie auch eigene Studien (de Freina & Witt 1990a, 1990b, de Freina 2003a, 2003b) weiterzuführen. Moderne Untersuchungsmethoden liefern weitere als autapomorph interpretierte Merkmale, so daß Arten besser gegeneinander abgrenzt werden können. So haben erste Untersuchungen der mitochondrialen DNA-Strukturen (sogenannte Barcode-Sequenz des „COI-Gens", Cytochrom-*c*-Oxidase, Untereinheit I) von bekannten Arten sowie bisher nicht eindeutig determinierbarer Populationen aufschlußreiche Ergebnisse ergeben (de Freina, unveröff.).

Dieser Beitrag befaßt sich vorrangig mit den Taxa des separaten Artkomplexes von *H. paradoxa,* der erstmals als solcher erkannt wurde. Ältere Angaben werden überprüft und wenn notwendig berichtigt, zur Verbreitung, Morphologie, Lebensweise und Futterpflanzenwahl werden ergänzende Angaben geliefert. Die Systematik wird revidiert.

Für *H. paradoxa* wird im Folgenden ein Neotypus designiert, *H. paradoxa bejarensis* Chapman, 1902 stat. rev. erhält Unterartstatus und *H. yerayi* sp. n. wird als zweite Art dieses Komplexes beschrieben. *Heterogynis penella ucedinis* Chapman, 1907, deren Identität nicht klärbar ist, die aber möglicherweise der *paradoxa*-Gruppe nahesteht, wird zum *Nomen dubium* erklärt. Außerdem wird auf die mögliche Nähe der marokkanischen Taxa *H. jellaba* de Freina, 2003 und *H. rifensis* de Freina, 2003 zur *paradoxa*-Gruppe hingewiesen.

Verwendete Abkürzungen

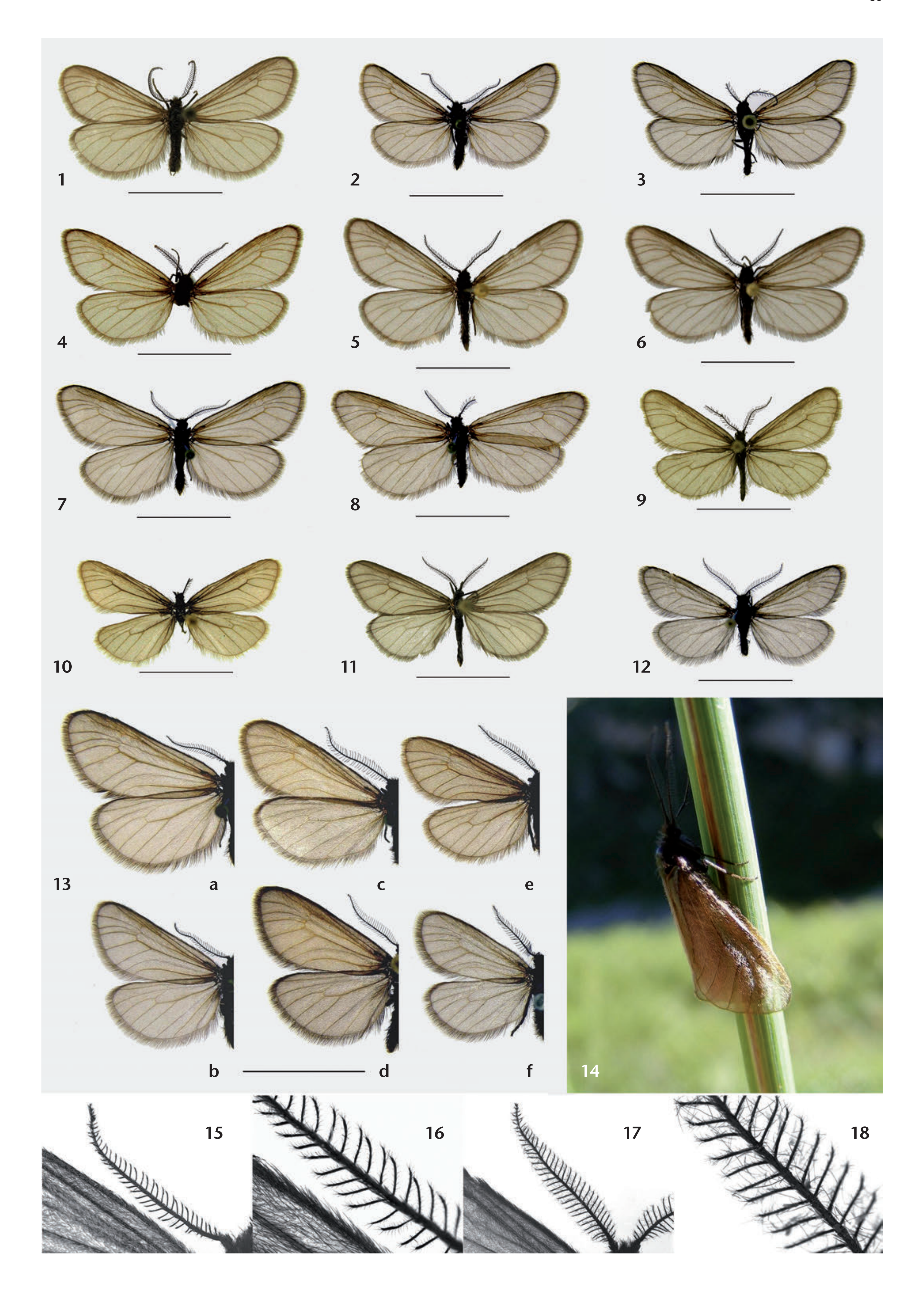
BMNH The Natural History Museum (früher: British Museum [Natural History]), London.

CdFM Sammlung de Freina, München.

CMWM Sammlung Entomologisches Museum Witt, München (wird später in ZSM gelangen).

GP Genitalpräparat.

Abb. 1–8: *Heterogynis paradoxa*. — **Abb. 1:** *H. paradoxa paradoxa,* Neotypus ♂, (S.[ierra] Nevada, Pt[o]. del Lobo, 1800 m, 15. vii. 1930, ex coll. H. Reisser (ZSM). **Abb. 2:** *H. paradoxa paradoxa,* ♂, Spanien, Sra. Nevada, Puerto del Lobo, 2000 m, 13. vii. 1926, leg. et coll. Reisser (CMWM). **Abb. 3:** *H. paradoxa paradoxa,* ♂, Hispania, Prov. Granada, Sra.Nevada occ., Pico Veleta, 1950 m, 17.–21. vii. 1979, leg. Aistleitner (CMWM). **Abb. 4:** *H. paradoxa paradoxa,* ♂, Hispania, (S.[ierra] Nevada, Ende Juni 1927, leg. O. Bubacek, Wien (GP ZSM Sp 36, als *H. ramburi*) (ZSM). **Abb. 5, 6:** *H. paradoxa bejarensis,* ♂♂, beide Zentralspanien, Prov. Avila, Sierra de Gredos, ca. 15 km W Navarredonda de Gredos, Hoyos del Callado, Rio-Tormes-Tal, ca. 1200–1300 m, larva 26. v. 2007, e. l. 10.–13. vi. 2007, leg. et cult. de Freina (CdFM). **Abb. 7, 8:** *H. paradoxa bejarensis,* ♂♂, beide Zentralspanien, Sierra Gredos, Hoyos del Espino, Cast., 1400 m, 18. vii. 1936, coll. Reisser (CMWM). **Abb. 9–11:** *Heterogynis yerayi* sp. n. **Abb. 9:** *H. yerayi* sp. n., HT ♂, Spanien, Kantabrien, Provinz Leon, Picos de Europa, oberhalb Posada de Valdeon, 900–1200 m, 22. vii. 2008, leg. Monasterio León & Iglesias Baquero (CdFM, später in ZSM). **Abb. 10:** *H. yerayi* sp. n., PT ♂ (GP de Freina 2010/61), gleiche Daten wie Abb. 9 (CdFM). **Abb. 11:** *H. yerayi* sp. n., PT ♂, Spanien, Kantabrien, Prov. Palencia, Sierra de Brezo, 15 km ENE Guardo, vic. Villafria de la Peña, 1700–1800 m, 23. vii. 2010, leg. de Freina (CdFM). **Abb. 12:** *H. jellaba,* HT ♂, Marokko, östl. Hoher Atlas, Umg. Imilchil, Lac Tislit, 2150–2200 m, 5.–8. vi. 1991, leg. de Freina (CMWM). — Maßstab = 1 cm (= doppelte natürliche Größe). — **Abb. 13:** Vergleichende Darstellung (♂♂) von *H. paradoxa* (a, b), *H. canalensis* (c, d) und zwei Arten der Gruppe von *H. penella* (e, f). *H. paradoxa:* **a)** *H. paradoxa bejarensis*, Zentralspanien, Sierra Gredos, Hoyos del Espino, Cast., 1400 m, 18. vii. 1936, coll. Reisser (CMWM). **b)** *H. paradoxa paradoxa*, Spanien, Sra. Nevada, Puerto del Lobo, 2000 m, 13. vii. 1926, leg. et coll. Reisser (CMWM). *H. canalensis:* **c)** *H. canalensis,* Spanien, Aragonien, Prov. Teruel, Sierra de Albarracin, Umg. Albarracin, 1100–1300 m, 23.–24. v. 2006, leg. de Freina (CdFM). **d)** *H. canalensis*, Hispania sept., Prov. Gerona, Olot, S. Privas de Bas, 660–750 m, 20. vi. 1979, leg. C. Naumann (CMWM). *H.-penella*-Gruppe: **e)** *H.* cf. *penella*, Zentralspanien, Sierra Gredos, Hoyos del Espino, Cast., 1400 m, 20. vii. 1936, coll. Reisser (CMWM). **f)** *H.* cf. *penella*, Südfrankreich, Cannes, 20. v. 1933, ex coll. H. Fischer (CMWM). — Maßstab = 1 cm (etwas stärker vergrößert). — **Abb. 14:** *H. yerayi* sp. n., Lebendfoto PT ♂, am locus typicus (CdFM). — **Abb. 15–18:** Fühlerformen. **Abb. 15, 16:** *H. paradoxa bejarensis,* Fühlerform ♂ (Exemplar Abb. 5), die mittleren Rami vergrößert (Abb. 16). **Abb. 17, 18:** *H. canalensis,* Fühlerform ♂ (Exemplar Abb. 13d), die mittleren Rami vergrößert (Abb. 19): Spanien, Katalonien, Prov. Tarragona NW, 20 km WNW Santa Coloma de Queralt, Vallfogona de Riucorb, 500–620 m, 20.–22. v. 2007, leg. de Freina (CdFM). — (Fotos, alle Tafeln: Abb. 1–13, 15–21, 24–29, 33–42, 45–47, 50, 51 de Freina, Abb. 14, 22, 23, 30–32, 43, 44, 48, 49 Monasterio León.)


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
a
c
e
b
d
f
14
15
16
17
18

HT Holotypus.
NT Neotypus.
PT Paratypus.
ZSM Zoologische Staatssammlung, München.

Die Verbreitung der Gruppe von *Heterogynis paradoxa*

(Siehe Karte, Abb. 52.)

Das Verbreitungsbild war und ist durch Fehlbestimmungen belastet. Ältere Falschmeldungen für Nordafrika (Oberthür 1922, Reisser 1933, Rungs 1980) wurden bereits korrigiert (Zilli & Racheli 1989). Jüngere, auf Fehlbestimmungen zurückzuführende Internethinweise (etwa Quique Luque ohne Jahr, Lepiforum 2011, Burgermeister ohne Jahr etc.) auf außeriberisches Vorkommen in Ligurien oder Griechenland und vermeintliche Nachweise von der spanischen Ostküste (Provinz Castellón) sind ebenso korrekturbedürftig wie ungenaue Verbreitungskarten in Standardwerken (unter anderem de Freina & Witt 1990b, Leraut 2006), die das disjunkte Verbreitungsbild der Art nicht berücksichtigen.

Alle bisher dokumentierten Nachweise liegen in der Westhälfte und im Zentrum der Iberischen Halbinsel. *H. paradoxa* ist disjunkt verbreitet. Mit ein Grund für die gegenwärtig fortschreitende, auf genetischem Level aber vermutlich noch nicht relevante Fraktionierung von ursprünglich zusammenhängenden Populationen ist die in Spanien rapide fortschreitende großflächige Devastierung weiter autochthoner Bestände von strauchwüchsigen Fabaceen durch landwirtschaftliche Nutzung oder Verbauung.

Der nördlichste Nachweis stammt aus der Provinz Ourense, Casayo (Chapman 1907), der westlichste (Soutelo) aus der Umgebung von Braga in Nordportugal (Silva Cruz & Gonçalves 1977). Auch die weiteren portugiesischen Nachweise (Vesuvio, Nae de San Antonio und Parque Natural de Montesinho) liegen in der Nordhälfte dieses Landes (Silva Cruz & Gonçalves 1955, Corley et al. 2007, 2008). Östlich der portugiesischen Nachweise zeichnet sich von der Estremadura durch das Gebiet der Zentralen Kordilleren (Sierra de la Peña de Francia und Sierra de Gredos, Provinzen Salamanca, Avila) bis in die Nähe Madrids (Escorial, siehe de Freina 2003b) und La Granja (Chapman 1907) der einzige großflächige und zusammenhängende Lebensraum ab. Auch in den weitläufigen Montanlandschaften der unmittelbar angrenzenden Provinzen Cáceres und Badajoz finden sich noch üppige, flächendeckende Areale an potentiellen Futterpflanzen, so daß *H. paradoxa* auch in diesen für sie geeigneten Lebensräumen nachzuweisen sein wird. Dagegen beschränken sich die andalusischen Nachweise ausschließlich auf das isolierte Vorkommen in der Sierra Nevada.

Jüngst in den alpinen Lagen der Kantabrischen Kordilleren (Picos de Europa, Provinz Cantabria, und Sierra de Brezo, Provinz Palencia) entdeckte und hier als *H. yerayi* sp. n. beschriebene Populationen widerlegen Vermutungen über Verbreitungslücken des Artenkomplexes in Nordspanien (Zilli & Racheli 1989). Klare morphologische und ökologische Eigenheiten liefern den Hinweis darauf, daß sie mit zentralspanischen *H. paradoxa* nicht mehr in Genaustausch stehen.

Vertikal ist *H. paradoxa* nach bisheriger Kenntnis collin bis alpin verbreitet. Den portugiesischen Nachweisen fehlen Höhenangaben, sie liegen aber zumindest teilweise im collinen Bereich unter 800 m. In der Sierra de Gredos ist die Art von 1000 bis 2300 m nachgewiesen (2300 m in deren Zentralbereich im Risco de los Barrerones südlich Hoayos Barajas del Espino). Auch am Puerto de la Peña Negra in der an die an Gredos anschließende Sierra de Villafranca zwischen Navadepeda de Tormes und Piedraehita finden sich geeignete Lebensräume im gleichen Höhenbereich. Mit 2000–2520 m am höchsten liegen die alpinen Lebensräume der nominotypischen andalusischen Unterart.

H. yerayi ist in den Picos de Europa bisher zwischen 900 und 1200 m nachgewiesen (Monasterio León, in litt.), in der Sierra de Brezo liegt die Fundstelle in 1700 m Höhe.

Phänologie, Habitatpräferenz und Futterpflanzenspektrum

(Abb. 43–51)

Wie alle *Heterogynis*-Arten ist auch die Artengruppe von *H. paradoxa* univoltin. *H. paradoxa* fliegt in colliner Lage Zentralspaniens ab Mitte vi., in mittlerer bis montaner Höhenverbreitung etwas verzögert überwiegend ab vii. bis in den viii. Gleiches zeichnet sich für *H. yerayi* ab. Die Flugzeit der andalusischen *H. paradoxa* aus den Hochlagen der Sierra Nevada beginnt bis auf wenige Ausnahmen nicht vor vii. und erstreckt sich in Einzelfällen bis in den ix. (Rambur 1837, Ribbe 1909).

Anders als *Heterogynis penella* und *H. canalensis* besiedelt die *paradoxa*-Gruppe keine halbschattigen Wacholder-Kiefernwald-Fluren mit eingestreuter oder waldrandiger *Genista*-Vegetation (Abb. 51), sondern baumlose oder zumindest offene, sonnige Landschaftsbereiche. Zentralspanische Populationen bevorzugen felsdurchsetzte, anmoorige Hochheidefluren mit üppigen staudenwüchsigen *Cytisus*-spp.-Beständen (Abb. 45–47). Davon etwas abweichend leben die *H. paradoxa* der Sierra Nevada und die kantabrische *H. yerayi* auf mehr oder weniger von Felsschutt durchsetzten offenen alpinen Igelpolsterheiden mit eingestreuter *Genista*-*Erica*-Heide (Abb. 43, 44, 48).

In der Futterpflanzenfrage ist lediglich geklärt, daß sich bis auf *Heterogynis andalusica* Daniel, 1966, deren Entwicklung an Wermut (*Artemisia herba-alba*) erforscht und dokumentiert ist (de Freina 2003a), alle weiteren *Heterogynis*-Arten ausschließlich an Fabaceae entwickeln. Über deren Spektrum finden sich in der Literatur aber fast ausschließlich undifferenzierte Angaben (Meyer 1919).

Offensichtlich bestehen Präferenzen oder Selektionen der einzelnen Arten für bestimmte *Genista*-Arten. Diese zu klären erfordert exakte Pflanzenbestimmungen, aber die Unterscheidung der vor allem auf der Iberischen Halbinsel zahlreich vertretenen *Genista*-Arten ist selbst für Botaniker schwierig. Geklärt ist, daß sich die Raupe von *H. canalensis* mit hoher Wahrscheinlichkeit ausschließlich von *Genista scorpius* (Abb. 51), eventuell auch noch von *G. hispanica,* einer weiteren dornigen Ginsterart, ernährt (Chapman 1904a, Murria Beltràn, pers. Mitt., und eigene Beobachtungen). Dagegen scheinen sich atlantomediterrane Populationen von *H. penella* ausschließlich an dornlosen Ginsterarten wie *Genista pilosa*, *G. spinosa*, *G. sylvestris* oder *G. sepens* (Meyer 1919) zu entwickeln, obgleich bei Zuchten auch *Cytisus*, *Chamaecytisus*, *Spartium* und selbst *Vicia* und *Lotus* als Ersatzfutter akzeptiert werden (Guenin 1997). Auch *Heterogynis valdeblorensis* Leraut, 2006, die sich in ihrem Lebensraum an *Onobrychis*- und *Calicotome*-spp. entwickelt, läßt sich im Labor mit den für *H. penella* genannten Ersatzleguminosen züchten (Bertaccini 2008). Auf dem Peloponnes ist *Astragalus lusitanicus* (ausschließlich?) die Futterpflanze einer Population der östlichen *penella*-Gruppe (de Freina, unveröff.), in den Abruzzenhochlagen bildet *Chamaetycisus spinescens* die Raupennahrung für *Heterogynis eremita* Zilli, Cianchi, Racheli & Bullini, 1988.

Auch für *H. paradoxa* zeichnen sich Nahrungspräferenzen ab, auf die bereits Chapman (1902: 724) hinweist: „*H. paradoxa* is very differently conditioned. It is not like *penella* polyphagous under some circumstances, nor even like it pleased with almost any leguminous plant. It must have broom, and not only broom. Out of six or seven plants that I called broom, *Cytisus* or *Genista*, and several other plants of the same and allied genera, it would eat only three, and one of this only as a substitute." Folgeautoren maßen dieser Beobachtung aber keine Bedeutung bei, weshalb präzise Angaben zu Futterpflanzen weiterhin unterblieben.

Nach eigenen Beobachtungen entwickelt sich *H. paradoxa* in der montanen bis alpinen Lage Kastiliens (ausschließlich?) an *Cytisus*-spp. (Abb. 45–47). Diese Aussage beschränkt sich vorerst auf Populationen der Gredos-Region. Deren Raupen und weiblichen Gespinste finden sich an *Cytisus*, meist an *Cytisus balansae* (L.) (= *purgans*), selten an *C. multiflorus*. Bereits Chapman (1902) nennt *Cytisus balansae* als Nahrungsgrundlage der von 1060 m aufwärts bis 1550 m („3500–5000 feet") siedelnden Populationen (von ihm als „variety *candelariae*" und „form *piedrahitae*" beschrieben). Für portugiesische Populationen wird ebenfalls *Cytisus* als Futterpflanze genannt (Silva Cruz & Gonçalves 1955: „Larva on *Cytisus*" beziehungsweise Corley et al. 2008: „*Cytisus oromediterraneus*"). Chapman erwähnt aber auch *Genista florida* als Raupennahrung für Gredos-Populationen in der collinen Umgebung von Bejar (die er als „var. *bejarensis*" beschreibt).

Die ausgeprägte Nahrungspräferenz kastilianischer *H. paradoxa* für *Cytisus* kann als gesichert gelten, die angebliche Akzeptanz von *Genista* spp. und die Nichtakzeptanz anderer strauchiger Leguminosengattungen wie *Chrosonanthus*, *Lygos* oder *Ulex* bedürfen der Bestätigung.

Für die nominotypische Unterart der Sierra Nevada, nachweislich für die Population bei Pradollano, 2520 m, ist *Genista versicolor* (Abb. 44) als Wirtspflanze geklärt (Monasterio León, pers. Mitt.).

H. yerayi aus der Sierra de Brezo (eig. Beob.) und vom Picos de Europa (Monasterio León, pers. Mitt.) entwickeln sich an der in kantabrischen Gebirgen endemischen *Genista legionensis* (Abb. 49).

Imagines

Der extreme Sexualdimorphismus bedingt die unterschiedliche Mobilität der Geschlechter. Während sich der Lebensraum der ♀♀ ausschließlich auf ihren Kokon beschränkt, erweisen sich die ♂♂ als durchaus flugtüchtig, obwohl sie selbst mit Windunterstützung nicht fähig sind, größere Distanzen zu überwinden und ihren engeren Lebensraum zu verlassen.

Die tägliche Flugaktivität ist auf Vormittagsstunden an sonnigen Tagen beschränkt. Sie setzt mit der Sonnenerwärmung (an warmen Tagen bereits gegen 8 h) ein und ebbt schon nach ca. 2 bis 3 Stunden mit dem Erreichen höherer Tagestemperaturen wieder ab. Den Rest des Tages ruhen die ♂♂ mit dachförmig angeordneten Flügeln überwiegend im Strauchwerk der Futterpflanzen. Sie fliegen nur auf, wenn sie gestört werden. Dämmerungs- oder Nachtaktivität wurde nicht beobachtet.

Kopula und Eiablage

Das von früheren Autoren (Chapman 1898, Daniel & Dierl 1966, Guenin 1991, Vegliante & Zilli 2004) für *H. penella* und *H. canalensis* (Abb. 34b) beschriebene präkopulative Verhaltensmuster der ♀♀ trifft auch auf *H. paradoxa* zu. Die Kopula findet am Vormittag statt. Die ♀♀ krabbeln zunächst durch einen Schlitz am Kopfende ihrer Puppenhülle, wodurch sich deren oberes Ende schlauchartig erweitert (Abb. 24, 25). Anschließend durchdringen sie die beiden Gespinstschichten und hangeln sich an die Außenhülle des Kokons, um kopulationsbereit auf den Anflug eines ♂ zu warten. Unbefruchtet gebliebene ♀♀ krabbeln nach längerer Verweildauer in den Kokons zurück und verschließen die innere Gespinstschicht wieder. Dieses Lockverhalten wiederholen sie an den 3 Folgetagen, danach scheint der weibliche Sexuallockstoff erschöpft zu sein.

Begattete ♀♀ ziehen sich nach der kurzen, nur wenige Minuten dauernden Paarung in den Kokon zurück, legen darin in Form von Eischnüren ihren gesamten Eivorrat ab und erwarten das Schlüpfen der Eiraupen.

Die runden, elfenbeinfarbenen Eier sind relativ groß, die Eimenge ist deshalb verhältnismäßig gering. Die Überprüfung von Gelegen (n = 6) ergab, abhängig von der Größe des ♀, lediglich eine Eimenge von 80–120 Eiern je Gelege.

Für 2 Heterogynidenarten ist Parthenogenese in der Form von Thelytokie, bei der diploide ♀♀ wiederum diploiden weiblichen Nachwuchs produzieren, nachgewiesen (de Freina & Witt 1990a, de Freina unveröff.). Diese Form der Jungfernzeugung wurde bei *H. paradoxa* nicht beobachtet. Diese Aussage stützt sich auf die Beobachtung und Überprüfung der zahlreichen Gelege gezüchteter und unbegattet gebliebener ♀♀, aus denen nie Raupen schlüpften. Allerdings ist bei dieser Art eine andere parthenogenetische Variante zu beobachten. Offensichtlich besteht eine temperaturabhängige Geschlechterbestimmung, da in höheren Lagen mit kühlerem Klima der Anteil an robusteren ♀-Raupen beziehungsweise ♀-Kokons oder ♀♀ deutlich überwiegt, während sich mit wärmeren Temperaturen der Anteil an ♂♂ erhöht. Zu dieser auf mehrjährigen, unveröffentlichten Feldbeobachtungen des Autors basierten Aussage fehlen allerdings statistische Daten.

Raupenstadien

(Abb. 20, 21)

Die nach 10–12 Tagen schlüpfenden Eiraupen von *H. paradoxa* ernähren sich zunächst kannibalisch in einer Art „matrivory, interpreted as cannibalistic parental care" (Chapman 1905, Zilli & Racheli 1990) vom Körper beziehungsweise den Fettreserven des noch lebenden Muttertieres. Nach dem weitgehenden Aufbrauchen der mütterlichen Nahrungsressource und der Häutung zur L_2 verlassen die Räupchen den Kokon und wechseln auf pflanzliche Nahrung über. In dieser Entwicklungsphase ist die L_2 in der Lage, in Sekundenschnelle einen bei Bedarf auch längeren Seidenfaden zu spinnen, um sich mit diesem zu einer anderen Stelle der Wirtsstrauches verdriften zu lassen. Dieses Verhalten praktiziert die Raupe vor allem bei Gefahr beziehungsweise Störung, wobei der Gespinstfaden später bei Bedarf als „Leitfaden" benutzt wird, um an ihm wieder zurück an die Futterpflanze zu gelangen. Das Verdriften von an Gespinstfäden schwebenden Jungraupen bei stärkerem Wind stellt zugleich die einzige Möglichkeit der Arealerweiterung dar, die sich aber meist auf das Verdriften an einen der benachbarten Büsche beschränkt. Auf diese Möglichkeit der Verbreitung weist bereits Warnecke (1927) bei *H. penella* hin.

Die L_2-Raupe ist schwach zylindrisch geformt, zunächst hell grünlichgrau mit schwarzbraunem Kopf. Prothorakalschild und Beine sind hellbraun, die Längsstreifen sind fahlgrau. Erst mit der pflanzlichen Nahrungsaufnahme, die zunächst durch Schabefraß an jungen Trieben, in fortgeschrittenem Stadium an frischem, weichen Blattwerk erfolgt, verdunkeln sich die Längsstreifen, so daß sie mit der graugrünen Grundfärbung deutlicher kontrastieren.

Mit dem Einsetzten der Sommerhitze und dem damit verbundenen Erhärten und Austrocknen des Blattwerks der Nahrungspflanze (und nicht erst mit Beginn der kühleren Jahreszeit) spinnt die L_2-Raupe ein kleines, linsenförmiges, dünnwandiges weißes Gespinst, in das sie sich einkapselt (Abb. 21). Darin überbrückt sie sowohl die heiße, trockene Endsommerzeit (Übersommerung) als auch die kalte Winterperiode (Überwinterung). Gleiches hat Chapman (1898) auch bei *H. penella* beobachtet, über deren Raupen er schreibt: „I conclude that, in its warmer habitats, it goes into hibernation before midsummer." Daher ist die Bezeichnung „Hibernaculum" strenggenommen eher ungenau bis inkorrekt.

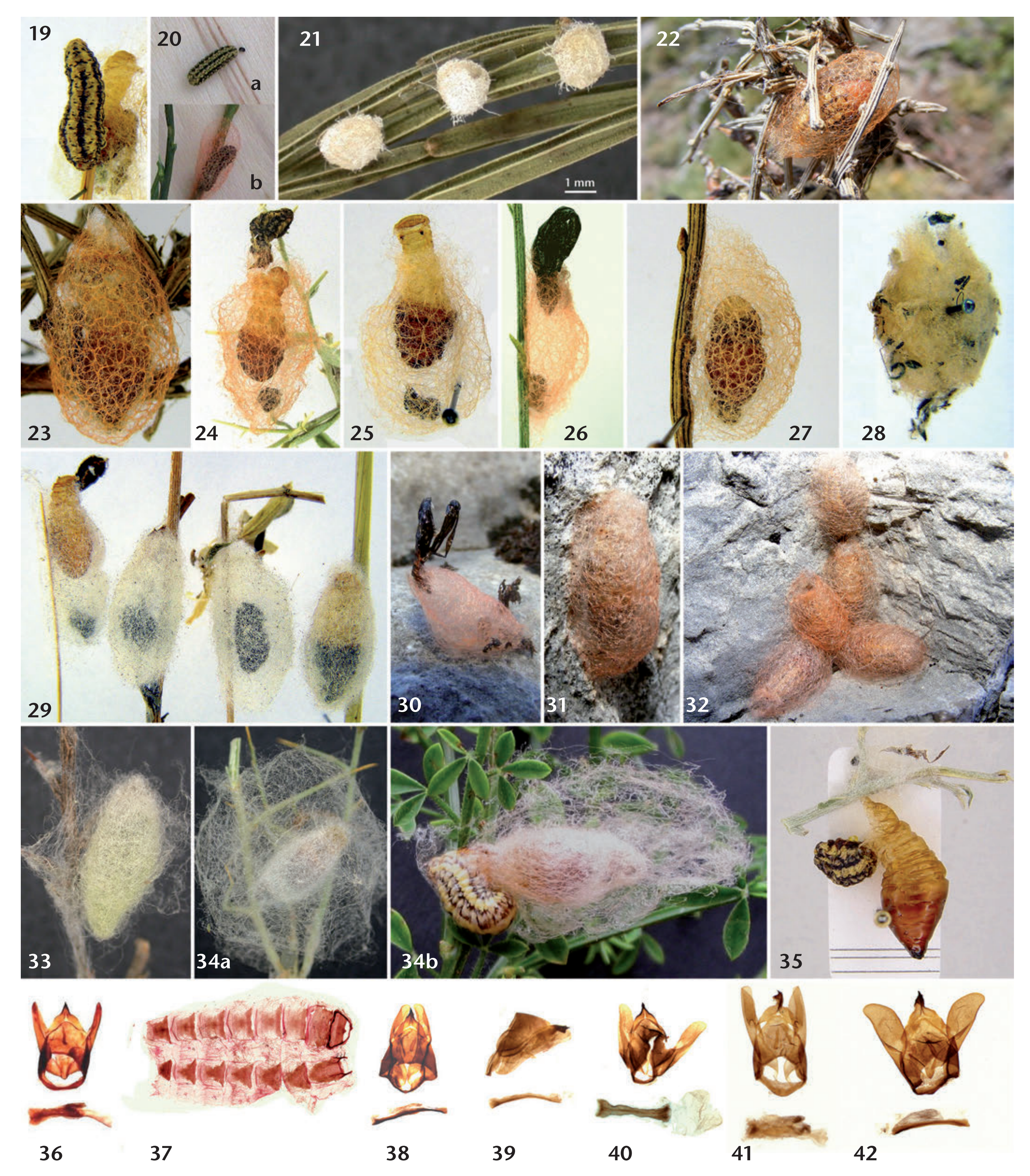
In allen Zuchten des Autors fertigten Raupen von *H. paradoxa* ihr Hibernaculum im späten L_2-Stadium an. Damit bestätigen sich Chapmans Angaben (1902, 1905), der glaubte beobachtet zu haben, *H. paradoxa* fertige im L_2-Stadium, *H. penella* dagegen im L_3-Stadium das Hibernaculum an, wobei er zugleich aber Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen äußerte. Von *H. penella* weiß man inzwischen, daß bei dieser das Hibernaculum sogar erst im L_4-Stadium anlegt wird (Guenin 1991, Vegliante & Zilli 2004).

Nach dem Einkapseln häutet sich die Raupe nochmals, wobei deutliche morphologische Veränderungen auftreten. Anschließend wird die Raupenhaut verzehrt, während sklerotisierte Restpartien verbleiben und versponnen werden. Erst mit dem Aufkommen wärmerer Frühlingstemperaturen und dem damit einhergehenden Einsetzen des Wachstums von frischem Blattwerk verläßt die Raupe das Hibernaculum und setzt die pflanzliche Nahrungsaufnahme fort. Spätestens im L_3-Stadium (dem letzten Stadium) vereinzeln sich die Raupen.

In collinen Lagen erreichen männlich geschlechtsbestimmte Raupen (in der Folge als ♂- beziehungsweise ♀-Raupen erwähnt) meist in der ersten Junidekade, ♀-Raupen etwa 14 Tage später ihr verpuppungsreifes Stadium. Dagegen finden sich in der oberen Montanregion der Sierra de Gredos noch in der 3. Julidekade vereinzelt erwachsene Raupen. Dabei handelt es sich

---

Abb. 19–28: *Heterogynis paradoxa* Rambur, 1837. — **Abb. 19:** *H. p. bejarensis*, ♀ (Trockenpräparat), dorsal mit Kokon und Exuvie, Zentralspanien, Escorial (CMWM). **Abb. 20a, b:** *H. p. bejarensis*, verpuppungsreife ♂-Raupe (**a**) und dieselbe Raupe beim Anfertigen des Kokons einen Tag später (**b**); Daten wie Abb. 5. **Abb. 21:** *H. paradoxa bejarensis*, drei Hibernacula, cult. JdF, Daten wie Abb. 5 (CdFM). **Abb. 22:** *H. p. paradoxa*, ♀-Raupe beim Spinnen ihres Kokons kurz vor dessen Vollendung: Sierra Nevada, Veleta, Pradollano, 2520 m. **Abb. 23:** *H. p. paradoxa*, ♀-Kokon mit noch nicht geschlüpfter Imago, Daten wie Abb. 22 (CdFM). **Abb. 24:** *H. p. paradoxa*, ♀ mit Kokon (dorsal) und der durch das Schlüpfen des ♀ arttypisch röhrenartig verformten Exuvie: Sierra Nevada, Veleta, Pradollano, 2520 m (CdFM). **Abb. 25:** *H. p. bejarensis*, ♀-Kokon (dorsal) und der durch das Schlüpfen des ♀ arttypisch röhrenartig verformter Exuvie: Hispania, Kastilien, leg. Faller (CMWM). **Abb. 26:** *H. p. bejarensis*, ♂-Kokon dorsal mit Exuvie (wie Abb. 5, 20) (CdFM). **Abb. 27:** *H. p. bejarensis*, ♀-Kokon (dorsal), ♀ noch nicht geschlüpft (Daten wie Abb. 5, 20) (CdFM). **Abb. 28:** *H. p. paradoxa*, pathologischer ♀-Kokon mit verfilzter Außenschicht, wie er von parasitierten, nicht zur Verpuppung gelangten Raupen angefertigt und von den parasitierenden Larven (Hymenoptera) verdichtet wird;



Sierra Nevada, Straße nach Veleta, 2300 m, E. VIII. 1972, leg. EITSCHBERGER (CMWM). — **Abb. 29:** *H. jellaba,* 4 ♀-Kokons (dorsal); linker Kokon mit geschlüpftem ♀; Marokko, östl. Hoher Atlas, Umg. Imilchil, Lac Tislit, 2150–2200 m, 5.–8. VI. 1991, leg. DE FREINA (CMWM). — **Abb. 30–32:** *Heterogynis yerayi* sp. n., Kokons am Typenfundort in natürlicher Position: ♂-Kokon mit Exuvie (**Abb. 30**); Kokons noch nicht geschlüpfter ♀♀ (**Abb. 31, 32**); Picos de Europa, oberhalb Posada de Valdeon, 900–1200 m (CDFM). — **Abb. 33–35:** *Heterogynis canalensis*. **Abb. 33:** *Heterogynis canalensis,* ♂-Kokon (ca. dreifach vergrößert), zweischichtig, ungeöffnet, Katalonien, Prov. Tarragona NW, 20 km WNW Santa Coloma de Queralt, Vallfogona de Riucorb, 500–620 m, 20. –22. V. 2007, leg. DE FREINA (CDFM). **Abb. 34a:** *Heterogynis canalensis,* ♀-Kokon, dreischichtig mit arttypischer flächiger Außenschicht (Daten wie Abb. 33) (CDFM). **Abb. 34b:** *Heterogynis canalensis,* Kokon mit ♀ in Lockposition (Daten wie Abb. 33) (CDFM). **Abb. 35:** *Heterogynis canalensis,* ♀ mit typisch geformtem Abdominalende der Exuvie, Daten wie Abb. 33 (CDFM). — **Abb. 36–40:** ♂-Genitalien *paradoxa*-Gruppe. **Abb. 36:** *H. paradoxa paradoxa,* Tier Abb. 4, ventral mit Phallus dorsolateral (GP ZSM Sp 36, als *H. ramburi*) (ZSM). **Abb. 37:** *H. paradoxa paradoxa,* Abdomen (eingebettet auf Objektträger, GP ZSM SP 36), wie Abb. 4, 19 (ZSM). **Abb. 38:** *H. yerayi* sp. n., PT (wie Abb. 10) ventral, Phallus lateral (GP DE FREINA 2010/61), Daten wie Abb. 9 (CDFM). **Abb. 39:** *H. jellaba,* PT, lateral, Phallus lateral (GP CMWM 8249, fec. DE FREINA) (Daten wie Abb. 12). **Abb. 40:** *H. rifensis,* HT, ventral, Phallus ventral, Vesica ausgestülpt (GP CMWM 8255, fec. DE FREINA); Marokko, Xauen-Izilan, 1700 m, 5. VI. 1931, [leg. et] coll. H. REISSER (CMWM). — **Abb. 41, 42:** ♂-Genitalien *H.-penella*-Gruppe. **Abb. 41:** *H. penella,* ventral, Phallus lateral (GP CMWM 8253, fec. DE FREINA); Frankreich, Basses Alpes, Digne, 700 m , A. VI. 1959, leg. BURMANN (CMWM). **Abb. 42:** *H. tomas,* ventral, Phallus lateral (GP CMWM 8248, fec. DE FREINA); Algeria sept., Prov. Medea, Col de Ben Chicao, 1100–1240 m, leg. C. NAUMANN (CMWM).

fast ausschließlich um ♀-Raupen. Diese sind etwa ein Drittel größer als ♂-Raupen, heller, mehr grünlichgelb. Dadurch wirken die dunklen longitudinalen Dorsal- und Lateralstreifen kontrastreicher, die thorakale und abdominale Beborstung erscheint wegen der fülligeren Körperform prominenter.

Die äußere Morphologie von *Heterogynis*-Raupen wurde detailliert von Chapman (1904a), de Freina (2003a) und Vegliante & Zilli (2004) behandelt. Wichtige und klare artliche Unterscheidungsmerkmale liefern lediglich die Prothorakalplatte der L_1-Raupe, die Chaetotaxie der beiden ersten Larvalstadien sowie die Tuberkelstrukturen, nicht jedoch farbliche Merkmale.

Raupen von *H. paradoxa* weisen standortabhängig farbliche Nuancen auf. Bereits Chapman (1902) hat dieses Phänomen beobachtet, interpretiert es allerdings ungerechtfertigterweise als subspezifisches Merkmal. Die Grundfärbung und die Farbe der kontrastierenden Längsstreifen sind den jeweils in ihrem Lebensraum vorherrschenden biotischen Faktoren angepaßt. Raupen in schattigen und kühleren, meist höhergelegenen Lebensräumen sind, mimetisch angepaßt, blaß grünlichgelb im Grundton, zeigen dunkelgraue Längsstreifen und sind weniger gelb-schwarzgrau kontrastiert als Raupen, die sich an sonnigen und warmen Standorten entwickeln. Maßgebend beeinflußt wird die Färbung vom jeweiligen Zustand der Wirtspflanze, der sich die Raupe in einer Tarn- beziehungsweise Verbergtracht anpaßt. Raupen, die sich an in Vollblüte stehenden, mit gelben Blüten übersäten Wirtspflanzen entwickeln, weisen dementsprechend eine hellere Gelbfärbung auf. Raupen mit Entwicklungsverzug an bereits abgeblühten Sträuchern sind dagegen farblich weniger kontrastierend.

Derartige Anpassungsstrategien sind auch bei anderen *Heterogynis* und in besonderem Maß bei *H. canalensis* zu beobachten. Für die Gruppe von *H. penella* stehen entsprechende Beobachtungen aus.

Auffällig ist der hohe Prozentsatz an parasitierten Raupen. Chapman (1902) berichtet von bis zu 95 % Befall bei eingetragenen Kokons. Schmarotzende Arten sind neben kleinen und mittelgroßen Ichneumonidenarten (Hymenoptera) vor allem Tachiniden (Diptera) (de Freina & Tschorsnig 2005). Letztere scheinen allerdings nur die größeren ♀-Raupen zu befallen. Auch Raubwanzen sorgen für Verluste an Raupen.

Kokonbau und Kokonstruktur

(Abb. 22–34b)

Die ♂-Raupe benötigt zum Bau ihres Kokons 1 Tag, die Fertigstellung eines ♀-Kokons dauert mindestens 2, meist jedoch 3 Tage. Die Gespinste beider Geschlechter sind zweischichtig, die von *H. canalensis* vergleichsweise zweischichtig (♂) beziehungsweise dreischichtig (♀) (Abb. 33, 34a). Beide Schichten sind nicht sehr fein miteinander verwobenen. Die äußere Schicht ist wesentlich grobmaschiger und weist die für die Art charakteristische Gitterstruktur auf.

Die Gespinste unterscheiden sich geschlechtspezifisch deutlich in Dichte, Form und Größe. Der geringeren Größe der ♂-Raupen entsprechend, sind auch deren Gespinste nur von einem Viertel bis einem Drittel der Größe der ♀-Kokons (Abb. 20, 26). Das ♂-Gespinst ist länglichoval, zierlicher, das des ♀ gedrungener und grober (Abb. 22–25, 27–29).

Frische Spinnfäden sind grauweiß, ändern aber noch im Verlauf des Kokonbaus in die arttypische rostbraune (bei *H. paradoxa*) oder graurosa Färbung (bei *H. yerayi*) ab. Die Farbbeschreibung der Kokons durch Zilli & Racheli (1989), „varies from white with rosy shadows to deep reddish orange, but seems to be rather constant within each population", bedarf insofern der Einschränkung, als hell ockerfarbene Gespinste eine seltene Ausnahme bilden und zumeist pathologisch bedingt sind. Die Auswertung von über hundert durch Zucht oder Einsammeln im Freiland erhaltener ♀-Kokons der Gredos-Populationen hat ergeben, daß untypische „weiße", besser hellgraue Kokons fast ausschließlich von parasitierten oder anderweitig erkrankten Raupen angefertigt werden, die darin auch nicht mehr zur Verpuppung gelangen und absterben. Wie auch ältere, von früheren Jahrgängen stammende, durch Verwitterung gebleichte Kokons zeigen sie eine untypische, auffällig verfilzte Außenschicht (Abb. 28). Bei *H. yerayi* sind farbliche Abweichungen nicht bekannt.

Kokons von *H. paradoxa* werden fast ausschließlich einzeln an dünneren Ästen der etwa mannshohen Büsche der Futterpflanze angefertigt. Zwillingsgespinste oder an Grashalmen befestigte Kokons finden sich nur selten. ♂-Kokons sind weitaus in der Minderheit.

Kokons von *H. yerayi* weisen in beiden Geschlechtern auffällige, von *H. paradoxa* abweichende Strukturen mit deutlichen arttypische Merkmalen auf (siehe unter Beschreibung dieser Art).

Verpuppung und Puppendauer

Die Zucht mehrerer aus dem mittleren Höhenbereich der Sierra de Gredos (Fundort 15 km W Navarredonda de Gredos, Hoyos del Callado, Rio-Tormes-Tal, 1200–1300 m) eingetragener erwachsener ♂-Raupen von *H. paradoxa* liefert einen konkreten Hinweis auf die Dauer der Puppenphase:

Datum [2007]	**Vorgang**
27. vi.	Ende der Nahrungsaufnahme und Beginn des Gespinstbaus.
28. vi.	Gespinstbau abgeschlossen.
29./30. vi.	Verpuppung abgeschlossen.
10.–13. vii.	Schlupf der Imagines.

Die Puppenruhe der ♂-Falter betrug demnach lediglich 12–14 Tage.

Die Falter schlüpfen am frühen Vormittag. Nach dem Platzen der glänzendschwarzen Puppenhülle und dem

Zerstören der Gespinstschichten zieht sich das schlüpfende ♂ zunächst bis knapp über die Flügelscheiden aus dem Kokon. Erst nachdem sich die Exuvie an der äußeren Gespinstöffnung verhakt, kann der Falter den Schlupfvorgang beenden und sich entwickeln.

Die Verwandlung der erwachsenen ♀-Raupe zur Imago erstreckt sich über mehrere Tage, ist aber zeitlich nicht exakt eingrenzbar, da sie sich in Form einer quasi regressiven Metamorphose vollzieht (gewissermaßen eine Art Neotenie, allerdings unter Einschaltung eines Puppenstadiums: die ♀♀ sind nach der Metamorphose immer noch raupenähnlich, aber geschlechtsreif). Die ♀-Imago behält dabei die larvenartige Gestalt mit einer Reihe von larvalen Merkmalen wie Rückbildung der Beine und Flügellosigkeit bei.

Die ♀-Puppe ist schwach tailliert, die braune Chitinhülle ist bis auf das dunkelrotbraune, korsettartig sklerotisierte proximale Drittel pergamentartig dünn. Die runde Form des Abdomens ist arttypisch und unterscheidet sich auffällig vom trichterförmigen Abdominalende bei *H. canalensis* (Abb. 35).

Beschreibung der kantabrischen Population

Heterogynis yerayi sp. n.

(Abb. 9–11, 14, 30–32, 38, 48–50)

Holotypus ♂: Spanien, Kantabrien, Provinz Leon, Picos de Europa, oberhalb Posada de Valdeon, 900–1200 m, 22. vii. 2008, leg. Monasterio León & Iglesias Baquero, via CdFM in CMWM (beziehungsweise später in ZSM).

Paratypen (insgesamt 6 ♂♂, 1 ♀): 4 ♂♂ (mit Genitalpräparat de Freina 2010/61), 1 ♀ (Torso) mit Kokon, alle gleiche Daten wie Holotypus, in CdFM; 2 ♂♂, Kantabrien, Prov. Palencia, Sierra de Brezo, 15 km ENE Guardo, vic. Villafria de la Peña, 1700–1800 m, 23. vii. 2010, leg. et coll. de Freina.

Etymologie: Die Art widme ich dem engagierten Lepidopterologen und Vorsitzenden der spanischen lepidopterologischen Organisation „Asociacion-Zerynthia.org“, Yeray Monasterio León, Logroño, in Anerkennung seiner Bemühungen um den Erhalt der iberischen Lepidopterenfauna und als Dank für die jahrelange kollegiale Zusammenarbeit.

Beschreibung ♂

(in Differentialdiagnose zu *H. paradoxa*)

Vorderflügellänge 10,5–13,5 mm (HT 12 mm), Spannweite 22–27,2 mm (HT 25 mm, Körperlänge 6–7,2 mm (HT 7 mm), Fühlerlänge 5,8–6,8 mm (HT 6,2 mm).

Mehrheitlich kleiner und im Körperbau zierlicher als *H. paradoxa*, wobei die größeren Exemplare die Körpergröße kleinerer *H. paradoxa* erreichen; Fühler wie bei *H. paradoxa* schlank lanzettförmig, die Flagella (Rami) jedoch mit weniger Setae; Flügelgrundfarbe weniger rauchgrau als bei *H. paradoxa*, sondern heller mit eher bräunlichem Farbton, der vor allem an frischen Exemplaren auffällt (Abb. 14); Vorderflügel dichter mit Schuppenhaaren besetzt, Apex pointierter als bei *H. paradoxa*, die Flügelform daher markanter dreieckig.

Kokon. Die Kokons beider Geschlechter unterscheiden sich in Farbe, Form und Struktur deutlich von Kokons von *H. paradoxa*. Wie diese sind sie zweischichtig, aber ausnahmslos heller, rosabraun, nicht rostrot. Ihre äußere Schicht ist wesentlich feiner gitterförmig strukturiert, wirrer und dichter verwoben, daher weniger transparent, die Spinnfäden sind feiner. Die ♀-Kokons sind etwas schlanker und länger als die von *H. paradoxa*, mehr spindelförmig, an beiden Enden gleichmäßig gerundet. Ihre innere Gespinstschicht tendiert farblich zu hellgrau, weshalb sie etwas mit der rosabraunen Außenschicht kontrastiert. Die Außenform der ♂-Gespinste ist unregelmäßiger, weniger spindelförmig als bei *H. paradoxa*. Die ♂-Puppe oder die ♀-Imago ist aufgrund des dichteren Gespinstes von außen weniger sichtbar.

Anders als bei *H. paradoxa* werden die Kokons nicht einzeln im Gestrüpp ihrer Wirtspflanze angelegt. Man findet sie sowohl einzeln, meist aber gruppenweise an grob strukturierten Felsen oder in Felsnischen, die sich im Umfeld der Futterpflanze befinden (Abb. 30–32). Die Fixierung an diese erfolgt durch lange vertäuende Gespinstfäden.

♂-Genital. Die ♂-Genitalstruktur (Abb. 38) steht *H. paradoxa* nahe (Ab. 36), unterscheidet sich aber bei lateraler Betrachtung durch eine etwas flachere, schlankere und weniger gedrungene Form. Das Tegumendach weist eine schwach konkave Eindellung auf, die bei *H. paradoxa* fehlt. Die Valven sind gerader und etwas massiver geformt. Der hakenförmige, stark sklerotisierte Uncus ist wie bei *H. paradoxa* apikal kurz schnabelartig zugespitzt. Ventral betrachtet ist die Genitalform schlanker, das Vinculum deutlich runder. Auffällig ist die in Länge und Breite unverhältnismäßig große Fultura superior, die ovalere, weniger herzförmige Juxta und der überreichliche, vom Coecum penis bis ins distale Drittel des Phallus sich erstreckende dichte, stärker als bei *H. paradoxa* sklerotisierte Spiculaebesatz.

Die abdominalen Tergite/Sternite entsprechen in Form und Sklerotisation weitgehend der von *paradoxa*-Populationen bekannten Struktur (Abb. 37).

Diagnose der Gruppe von *H. paradoxa*

Die *paradoxa*-Gruppe läßt sich sowohl genitaliter als auch durch charakteristische Biologie und morphologische Merkmale der Imagines kennzeichnen: Uncus kurz, bifurcat; Phallus etwa 10mal so lang wie breit, lateral flach, schwach gekrümmt, ventral betrachtet an beiden Enden symmetrisch fast auf doppelte Breite verbreitert, Vesica blasenartig, von der Länge des Phallus, mit flächigem Spiculaebesatz (Abb. 36, 38); Kokons zweischichtig, beide Schichten nur lose miteinander verwoben, die Außenschicht gitterartig strukturiert; Flügelform der ♂♂ gestreckt, Vorderflügel mit deutlichem Apex, beide Flügelpaare gleichfarben, Körper zart, Antennen im Vergleich zu anderen Artengruppen mit kürzeren Rami.

Tabelle 1: Probennummern der mtDNA-Barcode-Proben aus Guelph. — Hinweis: weitere ca. 20 Proben wurden zwar nach Guelph geschickt, ergaben aber keine DNA-Sequenzen. Alle Falter, die von vor 1980 stammen, sind offensichtlich generell zu alt; auch etwas jüngere Tiere haben zum Teil unterschiedlich gute Erfolge ergeben.

Taxon	Probennummer CdFM	VNMB-Nummer (BOLD)	Zahl analysierter Basenpaare	Sammlungsverbleib	Funddaten
H. penella	JDF0022	624-08	423	CdFM	Frankreich, Alsace
H. penella	JDF0025	627-08	651	CdFM	Frankreich, Cevennen
H. cf. *penella*	JDF0029	631-08	135	CMWM	Rumänien, Transylvanien, Runs
H. canalensis	JDF0036	638-08	660	CdFM	Spanien, Katalonien
H. cf. *canalensis*	JDF0037	639-08	639	CdFM	Spanien, Castilia-La Mancha
H. paradoxa	JDF0045	647-08	135	CdFM	Spanien, Sierra Nevada
H. rifensis	JDF0046	648-08	135	CdFM	Marokko, Rif
H. jellaba	JDF0048	650-08	135	CdFM	Marokko, Hoher Atlas
H. jellaba	JDF0049	651-08	669	CdFM	Marokko, Hoher Atlas
H. jellaba	JDF0050	652-08	669	CdFM	Marokko, Hoher Atlas
H. jellaba	JDF0054	656-08	669	CdFM	Marokko, Timhadite
H. jellaba	JDF0055	657-08	135	CdFM	Marokko, Timhadite
H. andalusica	JDF0057	659-08	669	CdFM	Spanien, Almeria, Sierra de Alhalmilla
H. andalusica	JDF0058	660-08	312	CdFM	Spanien, Andalusien
H. canalensis	JDF0059	661-08	660	CdFM	Spanien, Katalonien
H. canalensis	JDF0060	662-08	669	CdFM	Spanien, Aragon
H. canalensis	JDF0061	663-08	666	CdFM	Spanien, Aragon
H. paradoxa	JDF0062	664-08	669	CdFM	Spanien, Castilia y Leon
H. cf. *penella*	JDF0063	665-08	135	CdFM	Spanien, Castilia y Leon
H. cf. *penella*	MM07202		681	Zool. Mus. Oulu, Finnland	Slowenien

Verwandtschaftsverhältnisse in *Heterogynis* und die systematische Stellung der *paradoxa*-Gruppe

Um fundiertere Hinweise auf Verwandtschaftsbeziehungen der Gruppe von *H. paradoxa* innerhalb der Heterogynidae zu erhalten, wurden erstmals molekularbiologische Untersuchungen durchgeführt, die im Rahmen des „International Barcode of Life"-Projekts (iBOL) in Guelph (im Canadian Centre for DNA Barcoding [CCDB] im Biodiversity Institute of Ontario [BIO] der Universität von Guelph, Ontario, Kanada) erfolgten.

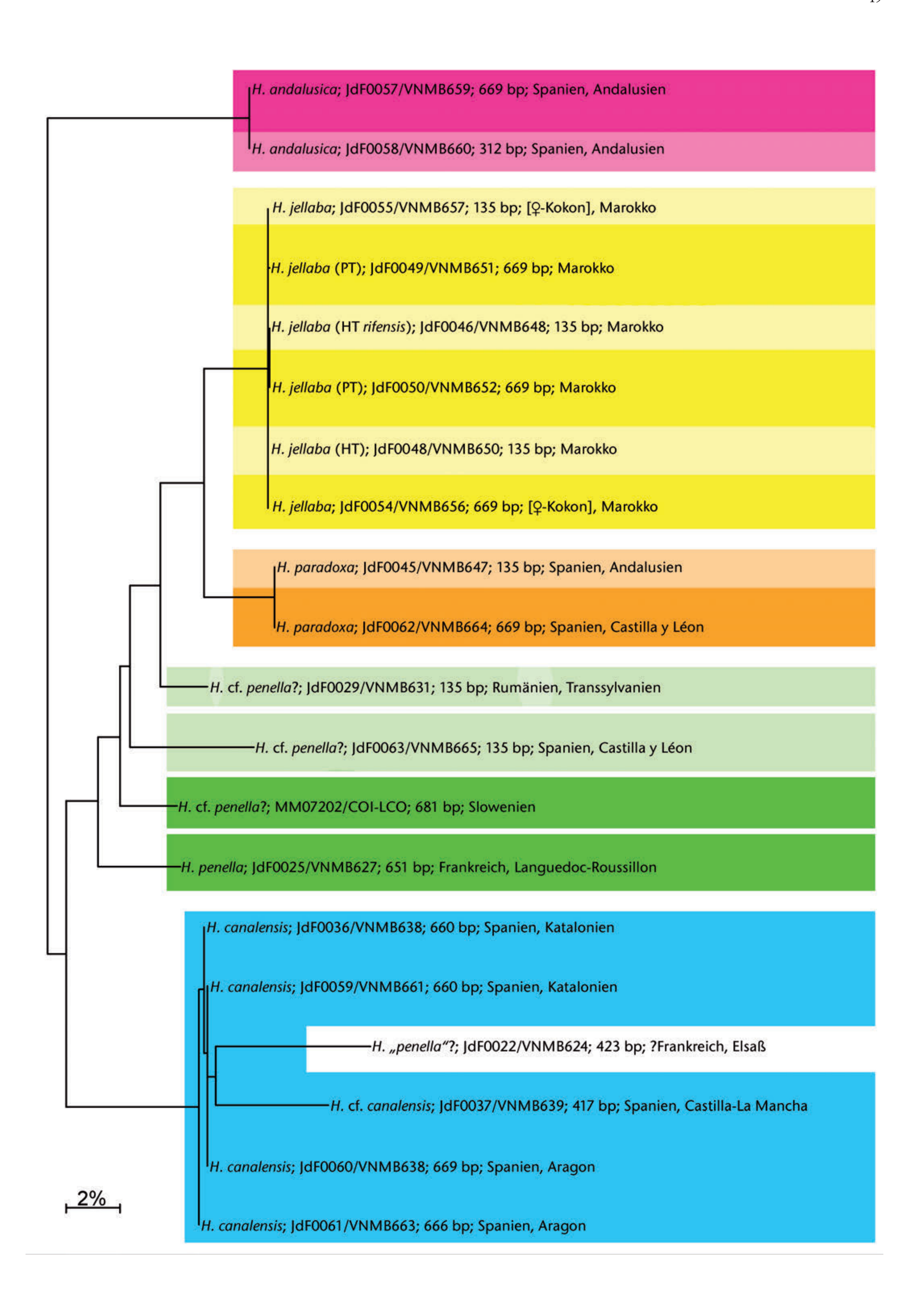
Von bisher 19 *Heterogynis*-Populationen erzielte Barcodedaten liefern den Hinweis auf 2 deutlich getrennte Blöcke von Artengruppen (siehe „Neighbor-Joining-Tree", Textfig. 1, sowie Tabelle 1).

Die in Arbeit befindliche Untersuchung (de Freina, in prep.) zeigt, daß mit *H. andalusica*, die einen der beiden Blöcke repräsentiert, ein Monophylum existiert, das eine erhebliche genetische Distanz zu allen anderen bekannten Arten aufweist.

Der zweite Block unterteilt sich in mindestens drei Gruppierungen mit gut unterscheidbaren Arten. Davon stellen die von *H. penella* als Leitart repräsentierten Populationen hinsichtlich Artenvielfalt und Verbreitung die umfangreichste. In dieser zeichnen sich erhebliche genetische Differenzierungen ab, so daß sie neben den bereits bekannten Arten weitere gut definierbare Taxa beinhaltet. Die phylogenetischen Verflechtungen dieser Populationen sind wesentlich differenzierter als bisher angenommen. Die Sequenzabweichungen weisen auf eine atlantomediterrane und eine osteuropäisch-balkanische Untergruppe hin. Inwieweit die dinarischen Gebirgspopulationen (Venetien, Abruzzen, Mazedonien, Peloponnes) als weitere Untergruppe zusammengefaßt werden können, wird durch umfangreichere und gezielte molekularbiologische Nachtragsuntersuchungen zu klären sein.

Die zweite Gruppe, die, entsprechend der erhaltenen Sequenzdaten, der *penella*-Gruppe phylogenetisch näher steht, wird durch die Leitarten ihrer beiden Untergruppen *H. paradoxa* und *H. jellaba* repräsentiert. Beide sind molekularbiologisch gut charakterisiert. Die mitochondrialen DNA-Sequenzen weisen auf einen näheren Verwandtschaftgrad der marokkanischen Arten *H. jellaba* (Abb. 12) und *H. rifensis* zur *paradoxa*-Gruppe hin. Tatsächlich weisen Flügelform und Genitalien der ♂♂ (Abb. 39, 40), die Kokonstrukturen, die Abdominalform der ♀-Chitinhülle (Abb. 29 links) sowie *Cytisus*

Textfig. 1: Neighbor-Joining-Baum („unrooted") aus den genetischen Distanzen von bisher untersuchten *Heterogynis*-Populationen. — Einige Analysen lieferten leider nur eine unzureichende Anzahl von Basenpaaren (zum Teil deutlich unter 500 bp), so daß dies zu einer falschen Bewertung in der Auswertung führen könnte. Dies betrifft die Probennummer JdF0022 (423 bp), insbesondere aber JdF0029 (135 bp), JdF0037 (417 bp), und JdF0063 (135 bp), die sich für eine Analyse als ungeeignet erweisen. Dagegen ist der Aussagewert der Probennummern JdF0045 (135 bp), JdF0046 (135 bp), JdF0048 (135 bp), JdF0055 (135 bp) und JdF0058 (312 bp) trotz der relativ geringen Zahl identifizierter Basenpaare insofern nicht geschmälert, als er durch die aussagekräftigen Werte (über 600 bp) weiterer Proben ebendieser Populationen gestützt wird. In der Grafik sind die Datensätze mit gemindert aussagefähigen Sequenzdaten durch eine blassere oder weiße Farbgebung gekennzeichnet.


H. andalusica; JdF0057/VNMB659; 669 bp; Spanien, Andalusien
H. andalusica; JdF0058/VNMB660; 312 bp; Spanien, Andalusien
H. jellaba; JdF0055/VNMB657; 135 bp; [♀-Kokon], Marokko
H. jellaba (PT); JdF0049/VNMB651; 669 bp; Marokko
H. jellaba (HT rifensis); JdF0046/VNMB648; 135 bp; Marokko
H. jellaba (PT); JdF0050/VNMB652; 669 bp; Marokko
H. jellaba (HT); JdF0048/VNMB650; 135 bp; Marokko
H. jellaba; JdF0054/VNMB656; 669 bp; [♀-Kokon], Marokko
H. paradoxa; JdF0045/VNMB647; 135 bp; Spanien, Andalusien
H. paradoxa; JdF0062/VNMB664; 669 bp; Spanien, Castilla y Léon
H. cf. penella?; JdF0029/VNMB631; 135 bp; Rumänien, Transsylvanien
H. cf. penella?; JdF0063/VNMB665; 135 bp; Spanien, Castilla y Léon
H. cf. penella?; MM07202/COI-LCO; 681 bp; Slowenien
H. penella; JdF0025/VNMB627; 651 bp; Frankreich, Languedoc-Roussillon
H. canalensis; JdF0036/VNMB638; 660 bp; Spanien, Katalonien
H. canalensis; JdF0059/VNMB661; 660 bp; Spanien, Katalonien
H. „penella"?; JdF0022/VNMB624; 423 bp; ?Frankreich, Elsaß
H. cf. canalensis; JdF0037/VNMB639; 417 bp; Spanien, Castilla-La Mancha
H. canalensis; JdF0060/VNMB638; 669 bp; Spanien, Aragon
H. canalensis; JdF0061/VNMB663; 666 bp; Spanien, Aragon
2%

spp. als Futterpflanze (*Cytisus balansae* bei *H. jellaba*, in der Beschreibung als „gelbblühende *Genista* sp.“ fehlbestimmt) Ähnlichkeiten auf. Es erscheint deshalb plausibel, trotz ihrer abweichenden Fühlerform aufgrund längerer Rami, in den beiden marokkanischen Arten die maghrebinische Schwestergruppe des *paradoxa*-Komplexes zu sehen, während die algerische *Heterogynis thomas* Zilli, 1987 offensichtlich der nordafrikanischer Vertreter der *penella*-Gruppe ist (vergleiche Genitalstrukturen Abb. 41, *H. penella,* und Abb. 42, *H. thomas*). Diesbezüglich offene Fragen gilt es ebenfalls durch ergänzende Untersuchungen zu klären.

Die dritte Gruppe bilden die Fortpflanzungsgemeinschaften der spanisch-französischen Pyrenäenregion, Kataloniens und Aragoniens, die *H. canalensis* zuzuordnen sind. Intern geno- und phänotypisch nur gering verschieden, weisen sie eine klare genetische Distanz zur *penella*- und *paradoxa*-Untergruppe auf und repräsentieren einen sehr gut abgegrenzten Ast.

Die Taxonomie von *Heterogynis paradoxa*

Obwohl die *paradoxa*-Populationen Andalusiens und Zentralspaniens geographisch über 250 km getrennt sind, geben die geringen Distanzen ihrer mitochondrialen DNA ein Phylogeniesignal auf ihre Konspezifität. Dennoch erachtet der Autor die süd- und zentralspanischen Populationen als separate Unterarten. Populationstypische Merkmale der zentralspanischen Populationen wie eine statistisch belegbare kräftigere Körperstatur, mehrheitlich ungleichmäßiger geformte Gespinste, eine feinere Faserstruktur der Kokons sowie unterschiedliche Futterpflanzen rechtfertigen den Unterartstatus von *bejarensis,* auch wenn Genital- und Fühlerstrukturen keine Unterschiede aufweisen (vergleiche hierzu Zilli & Racheli 1989: Figs. 1–8).

Dagegen wird die von Zilli & Racheli (1989) vorgenommene Synonymisierung der innerkastilischen Taxa *H. candelariae* Chapman, 1902 und *H. piedraehitae* Chapman, 1902 mit *H. bejarensis* trotz der von Chapman angeführten farblichen Abweichungen bei Präimaginalstadien (siehe Ausführungen im Kapitel Raupe) vorbehaltlos bestätigt. Alle drei Taxa stammen aus der Region der Sierra de Gredos, zwei der Typenfundorte sind geographisch eng benachbart, der dritte (Piedrahita) ist von diesen weniger als 40 km Luftlinie entfernt. In dem Gebiet, aus dem diese Taxa beschrieben wurden, sind weder geographische noch biologische Barrieren erkennbar, und die Futterpflanzen sind dort landschaftsprägend großflächig bis deckend verbreitet.

Natürlich sind die Heterogynidae mit ihren immobilen, flügellosen, zeitlebens engst an ihr Verpuppungsgespinst gebunden ♀♀ taxonomisch sensibler zu bewerten als mit guten Flugeigenschaften ausgestattete Lepidopterengruppen. Man sollte aber taxonomische Ausgewogenheit walten lassen und die von Chapman angeführten Kurzzeitbeobachtungen nicht überbewerten. Zilli & Racheli (1989: 137) haben hierzu trefflich formuliert: „In fact the differences observed by that author [Chapman], although highly interesting for population biology studies, would lead to naming almost every *Heterogynis* population. “

Synopsis der Gruppe von *Heterogynis paradoxa*

Heterogynis Rambur, 1837

Rambur (1837: 584). — Typusart: *H. paradoxa* Rambur, 1837, durch subsequente Designation durch Kirby (1892: 499).

Heterogynis paradoxa Rambur, 1837

Rambur (1837: 584).

***Heterogynis paradoxa paradoxa* Rambur, 1837**

Rambur (1837: 584, pl. 17, figs. 5–8); loc. typ. Spanien, [Granada], Sierra Nevada; Typen verschollen, **Neotypus ♂** (Abb. 1), **hier festgelegt:** Spanien, (S[ierra] Nevada, Pt[o]. del Lobo, 1800 m, 15. vii. 1930, ex coll. H. Reisser (ZSM).

Da das Typenmaterial trotz ausführlicher Recherchen auch nicht in Teilen auffindbar ist (siehe hierzu auch Zilli & Racheli 1989), muß es als verschollen oder zerstört angesehen werden. Zur Gewährleistung der Stabilität der Nomenklatur in dieser Gruppe ist deshalb ein Neotypus festzulegen. Die Neotypenfestlegung erfolgt auf der Basis von Artikel 75 des Code (ICZN 1999). Die taxonomische Identität und die Wiedererkennung des Neotypus werden durch die Wahl eines geschlechtsgleichen (♂) Tieres, das wie das verschollene aus ♂♂ zusammengesetzte Typenmaterial aus der Sierra Nevada („parties élevées de la Sierra-Nevada, prés de Grenade“) stammt, sowie durch die farbliche Abbildung gewährleistet. Der Neotypus ex coll. H. Reisser wird in der Zoologischen Staatssammlung München verwahrt. Ein entsprechendes Neotypenetikett wird am Tier angebracht.

= syn. *paradoxella* Bruand d’Uzelle, 1853(: 31, pl. 1, fig. 12); ungerechtfertigte Emendation.

= syn. *ramburi* Kirby, 1892(: 499); ungerechtfertigter Ersatzname.

***Heterogynis paradoxa bejarensis* Chapman, 1902, stat. rev.**

Chapman (1902: 719) (*Heterogynis paradoxa* ssp.); Lectotypus ♂ in BMNH, festgelegt durch Zilli & Racheli (1989: 131); loc. typ. Spanien, [Salamanca], Bejar („close to Bejar at an elevation of about 3500 ft.“ [= 1060 m])

= syn. *candelariae* Chapman, 1902 (*Heterogynis paradoxa* ssp.); Chapman (1902: 719); Lectotypus ♂ in BMNH, festgelegt durch Zilli & Racheli (1989: 131); loc. typ. Spanien, Salamanca, Sierra Bejar („Sierra de Bejar above Candelario, at a height of perhaps 5000 ft.“ [= 1550 m])

= syn. *piedrahitae* Chapman, 1902 (*Heterogynis paradoxa* ssp.); Chapman (1902: 719); Lectotypus ♂ in BMNH, festgelegt durch Zilli & Racheli (1989: 131); loc. typ. Spanien, [Avila], Piedrahita.

= syn. ‡*piedrasitae* Seitz, 1912(: 349) (*Heterogynis paradoxa* ssp.); falsche sekundäre Schreibweise.

Heterogynis yerayi sp. n.

loc. typ. Spanien, Kantabrien, Provinz Leon, Picos de Europa, oberhalb Posada de Valdeon, 900–1200 m.

Bemerkungen zum Taxon *ucedinis* Chapman, 1907, *Nomen nudum*

ucedinis Chapman, 1907(: 162) (*Heterogynis penella* var.); Fundort: Spanien, Leon, Montañas de Leon, Ucedo „near Brañuelas“; Syntypen (4 ♀♀ Kokons!) verschollen.

Die Beschreibung lautete:

„At Brañuelas, I met with another species of *Heterogynis,* which I must provisionally indicate as *penella*, var. *ucedinis* (Ucedo, a village near Brañuelas), though it may prove to be a distinct species; of this I found four ♀ cocoons on July 15th. From these cocoons emerged numerous parasites and some young larvae; the larvae agreed with those of *penella* and not with *paradoxa*, the cocoons, however, were large for *penella* and too pale (nearly white) for *paradoxa*, they agreed with the latter however in an important point of structure, viz, the outer cocoon was woven into a network of large openings like the work of *paradoxa* and not like *penella*, which has each thread independent in an equally distributed tangle."

Die Merkmalanalyse ist dürftig und beschränkt sich auf eine angebliche Ähnlichkeit der L_1-Raupe mit der von *H. penella* sowie ein helleres und gröberes, zu *H. paradoxa* tendierendes Gespinst.

Nach aktuellem Kenntnisstand ist es aber nicht möglich, „some young larvae" ohne mikroskopische Untersuchungen der primären Borstenstrukturen artlich eindeutig zuzuordnen (siehe hierzu auch Chapman 1905). Die geographische Herkunft der Gespinste und die in der Beschreibung hervorgehobene netzförmige Struktur der äußeren Gespinstschicht lassen trotz abweichender Größe und Färbung auf eine Nähe zur *paradoxa*-Gruppe schließen, worauf bereits Zilli & Racheli (1989) hinweisen („there is a strong evidence that *ucedinis* is referable to *H. paradoxa*").

Die 4 Kokons wurden in der Beschreibung nicht explizit als Typenmaterial bezeichnet, so daß es sich um Syntypenmaterial handelt, das aber im BNHM nicht mehr auffindbar ist, wie auch frühere Recherchen von Zilli & Racheli (1989) („types not found") bestätigen.

Konspezifität mit *H. yerayi* kann wegen deren Kokonstruktur und Kokonform, der geographischen Distanz beider Taxa und der ausgeprägten morphologischen Diversität in der Gattung *Heterogynis* ausgeschlossen werden.

Aufgrund der vagen Beschreibung ist das Taxon *ucedinis* nicht klar definierbar. Da weder vom Locus typicus Ucedo noch aus der Umgebung dieser Ortschaft Belegmaterial vorliegt, ist derzeit die Voraussetzung für die Designation eines *ucedinis*-Neotypus nicht gegeben. Das Taxon wird bis auf weiteres als *Nomen nudum* behandelt.

Determinationshilfe zur Vermeidung von Fehlbestimmungen

(Abb. 13)

Wegen der Verbreitung der *paradoxa*-Gruppe erscheinen lediglich Verwechslungen mit *H. canalensis* oder einer zentralspanischen Population der *penella*-Gruppe denkbar.

Allerdings ist *H. canalensis* westlich von Vitoria/Burgos im Norden (de Freina 2003b) und der Gegend um Cuenca im Süden nicht mehr verbreitet, so daß keine unmittelbaren Kontaktzonen zur *paradoxa*-Gruppe bestehen.

Darüber hinaus erleichtern die folgenden Merkmale eine eindeutige Zuordnung:

1. **Flügelform und Flügelfarbe.** *H. paradoxa* besitzt gleichfarbig rußig grauschwarze Flügelpaare, bei *H. canalensis* ist die Beschuppung dichter, die Flügelpaare weichen farblich voneinander ab: Vorderflügel mit bräunlichem Farbton, die Hinterflügel kontrastierend rußig schwarz (Abb. 13c, d).
2. **Fühlerform** (Abb. 15–18). *H. paradoxa* besitzt wegen der kürzeren Rami eine schlanke, lanzettliche Fühlerstruktur. Die Fühler von *canalensis* sind wegen der längeren, dichter mit Borsten besetzten Rami breiter gefächert (sicheres Unterscheidungsmerkmal!).
3. **♂-Genital** (Abb. 37). Das Genital von *paradoxa* ist gedrungener, in Ventralansicht breiter, die herzförmige Juxta auffälliger, die Fultura superior kurz tropfenförmig. Bei *canalensis* ist die Juxta klein, eher oval, die Fultura superior länglich, schmal tropfenförmig. In Lateralsicht ist das Tegumendach bei *canalensis* sehr flach gewölbt, das von *paradoxa* hoch und fast rechteckig (vergleiche Zilli & Racheli 1989: figs. 2–14).
4. **Abdominalsegmente.** Bei *canalensis* sind die Urotergite/Urosternite mehr V-förmig, bei *paradoxa* weitgehend quadratisch.
5. **Kokonform und Kokonstruktur** (Abb. 22–35). Der Kokon von *canalensis* ist in beiden Geschlechtern dreischichtig und dicht verwoben, schwach gelblich beim ♂, silbriggrau beim ♀, die Form ist spindelförmig. Die *paradoxa*-Gruppe weist eine durchsichtige, grobmaschige rosabraune (*H. yerayi*) oder fuchsrote (*H. paradoxa*) Gitterstuktur auf (sicheres Unterscheidungsmerkmal!).
6. **♀♀.** Die externe Morphologie der ♀♀ ermöglicht keine sichere Zuordnung, meist ist die Gelbfärbung der *paradoxa*-♀♀ aber dunkler, mehr dottergelb. Ein sicheres Unterscheidungsmerkmal liefert das Abdominalende der Exuvie: bei *paradoxa* ist dieses rund (Abb. 24, 25), bei *canalensis* trichterförmig (Abb. 36).

Die Unterscheidung zwischen *paradoxa* und der bisher nur aus der Sierra de Gredos und aus der Umgebung von Diezma bekannten spanischen Population des *penella*-Komplexes (Abb. 12e) ist einfacher. Beide besitzen sowohl farblich als auch strukturell unterschiedliche Kokons, wobei der *penella*-Kokon gleich dem von *canalensis* keine Gitterstruktur aufweist. Tiere der *penella*-Gruppe sind kleiner, ihr Körper ist dafür gedrungener und kräftiger. Die Flügelform ist bei *penella* annähernd oval, der Apex der Vorderflügel mehr gerundet, die Beschuppung dunkler und dichter. Die Fühlerform ist der von *canalensis* ähnlich, nur geringfügig breiter, zudem kürzer.

Danksagung

Yeray Monasterio León, Logroño, danke ich für wertvolle Hinweise sowie informatives Bildmaterial, Arturo Iglesias Baquero, Sevilla, für die Überlassung von Belegmaterial sowie Enrique Murria Beltràn, Zaragoza, für die Determination von Wirtspflanzen. Dank auch an Vazrick Nazari und das Canadian Centre for DNA Barcoding, Biodiversity Institute of Ontario, Guelph, Ontario, Kanada, für die Durchführung der (weitgehend noch unveröffentlichten) DNA-Analysen, Ulf Buchsbaum, Zoologische Staatssammlung, München, und Igor Kostjuk, Zoologisches Museum der Schevtschenko-Universität Kiew, für ihre Unterstützung bei Fotoarbeiten sowie Frau Eva Karl, Bibliothek der Zoologischen Staassammlung, München, für Literaturrecherchen. Für die Möglichkeit, das in den jeweiligen Museen vorhandene Material in der Arbeit berücksichtigen zu können, danke ich Dr. Axel Hausmann, Zoologische Staatssammlung, und Thomas Witt, Museum Witt. Für die Auflistung von vorhandenem *Heterogynis*-Material danke ich Daniel Bartsch, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, und Dr. Sabina Gaal, Naturhistorisches Museum, Wien. Marko Mutanen, Zoologisches Museum, Department of Biology, Universität Oulu, Finnland, danke ich für die Überlassung von DNA-Daten. Nicht zuletzt danke ich Dr. Wolfgang A. Nässig, Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main, für sein verantwortungsbewußt ausgeführtes Lektorat und seine Bereitschaft zu fachlicher Diskussion.

Literatur

Bertaccini, E. (2008): Dalla Liguria occidentale altri Lepidotteri nuovi o poco noti per l’Italia (Insecta: Lepidoptera). — Quaderno di Studi e Notizie di Storia Naturale della Romagna, **27:** 165–185.

Bruand d’Uzelle, C. T. (1850–1853 „1852“): Essai monographique sur la tribu des Psychides. — Memoires de la Société d’Emulation du Doubs, Besançon, (2) **1** (1850): 23–28, (2) **3** („1852“): 17–127, Taf. 1–3.

Burgermeister, F. (ohne Jahr, Internetseite): Neun Sammelreisen in das Gebiet der Ligurischen Voralpen (Hinterland von Alassio — italienische Riviera) [eingescannter hektografierter Zeitschriftenbeitrag aus „Steyrer Entomologenrunde“, Band **15**, Seiten 68–88, ca. Ende der 1970er Jahre]. — URL: www.landesmuseum.at/ pdf_frei_remote/ STE_ E_R_0015_0068-0088.pdf. — Zuletzt aufgesucht: 28. vii. 2011.

Chapman, T. A. (1898): Some remarks on *Heterogynis penella*. — Transactions of the Entomological Society of London, **1898:** 141–150.

—— (1902): On *Heterogynis paradoxa* Rmbr., an instance of variation by segregation. — Transactions of the Entomological Society of London, **1902:** 717–729, Taf. 28.

—— (1904a): Notes on *Heterogynis canalensis*, sp. n. — Transactions of the Entomological Society of London, **1904:** 71–79, Taf. 11–14.

—— (1904b): Notes (chiefly on Lepidoptera) of a trip to the Sierra de la Demanda and Moncayo (Burgos and Soria), Spain (with map and three plates). — The Entomological Record and Journal of Variation, London, **16:** 85–88, 122–126, 139–144.

—— (1905): On the matrivorous habit of the species of *Heterogynis* Rmbr. — Transactions of the Entomological Society of London, **1905:** 177–184, figs. 1–2.

—— (1907): Lepidoptera. — *In:* Chapman, T. A., & Champion, G. C., Entomology in N.W. Spain (Galicia and Leon). — Transactions of the Entomological Society of London, **1907:** 147–171, Taf. 5–11.

Corley, M. F. V., Marabuto, E., & Pires, P. (2007): New Lepidoptera for the fauna of Portugal (Insecta: Lepidoptera). — Shilap Revista lepidopterologica, Madrid, **35** (139): 321–334 [Heterogynidae S. 329].

——, ——, Maravalhas, E., Pires, P., & Cardoso, J. P. (2008): New and interesting Portuguese Lepidoptera records from 2007 (Insecta: Lepidoptera). — Shilap Revista lepidopterologica, Madrid, **36** (143): 283–300 [Heterogynidae S. 290].

Daniel, F., & Dierl, W. (1966): Zur Biologie und Anatomie von *Heterogynis penella* (Hbn.) (Lep.). — Zoologischer Anzeiger, Leipzig, **176:** 447–464.

de Freina, J. (2003a): Zur Kenntnis der Biologie und Taxonomie von *Heterogynis andalusica* Daniel, 1966 sowie ergänzende Bemerkungen zum Status von *Heterogynis thomas* Zilli, 1987 stat. rev. — Atalanta, Marktleuthen, **34** (1/2): 179–192.

—— (2003b): *Heterogynis jellaba* spec. nov. und *Heterogynis rifensis* spec. nov., zwei neue nordafrikanische *Heterogynis*-Arten aus Marokko mit ergänzenden Bemerkungen zum Verbreitungsbild und Artenspektrum der Gattung *Heterogynis* Rambur, 1837 (Lepidoptera, Zygaenoidea, Heterogynidae) — Atalanta, Marktleuthen, **34** (1/2): 193–208.

——, & Tschorsnig, H.-P. (2005): Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) aus *Heterogynis* spp. (Lepidoptera: Heterogynidae). — Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen, München, **54** (3/4): 95–100.

——, & Witt, T. J. (1990a): Exzeptionelle und partielle Parthogenese bei Heterogyniden. Beschreibung der ersten Larvalstände und des Weibchens von *Heterogynis andalusica thomas* Zilli, 1987 (Heterogynidae). — Nota lepidopterologica, Wetteren, **13** (2/3): 129–132.

——, ——, & (1990b): Die Bombyces und Sphinges der Westpalaearktis (Insecta, Lepidoptera) Vol. **2** (Cossidae, Limacodidae, Megalopygidae, Hepialidae, Thyridae, Epipyropidae, Heterogynidae). — München (Edition Forschung & Wissenschaft), 140 S.

Abb. 43–52: Lebensräume und Verbreitung in Spanien. — **Abb. 43, 44:** *H. paradoxa paradoxa,* alpiner Lebensraum (teilweise devastiert) in der Sierra Nevada, Veleta, Pradollano, 2520 m (Abb. 43) mit Futterpflanze *Genista versicolor* (Abb. 44). — **Abb. 45–47:** *H. paradoxa bejarensis*. **Abb. 45:** Sierra de Gredos, montaner Lebensraum ca. 15 km W Navarredonda de Gredos, Hoyos del Callado, Rio-Tormes-Tal, 1200–1300 m, mit Futterpflanze *Cytisus balansae* (im Vordergrund). **Abb. 46:** Sierra de Gredos, subalpiner Lebensraum mit *Cytisus balansae*, Umg. Hoyos Barajas del Espino, Risco de los Barrerones, 1800–2200 m. **Abb. 47:** Subalpiner Lebensraum in der Sierra de Villafranca zwischen Navadepeda de Tormes und Piedraehita, 2000–2200 m mit flächendeckendem *Cytisus-balansae*-Bestand. — **Abb. 48–50:** *H. yerayi*. **Abb. 48, 49:** Alpiner Lebensraum (Locus typicus) in den Picos de Europa oberhalb Posada de Valdeon, 900–1200 m (Abb. 48) mit Futterpflanze *Genista legionensis* (Abb. 49). **Abb. 50:** Habitat in der Sierra de Brezo, 15 km ENE Guardo, vic. Villafria de la Peña, 1700–1800 m. — **Abb. 51:** *H. canalensis,* charakteristischer Lebensraum mit Beständen der Futterpflanze *Genista scorpius* (im Vordergrund): Prov. Soria, 15 km N El Burgo, 5 km S Ucero, Rio-Lobo-Tal, 1100–1200 m. — **Abb. 52, Karte:** Iberische Halbinsel: Verbreitung der Artengruppe von *Heterogynis paradoxa*. (Die Fragezeichen verweisen auf Regionen, in denen mit weiteren Nachweisen von *H. paradoxa* zu rechen ist.)


43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
Frankreich
Montpellier
Toulouse
Golf von Biscaya
La Coruña
Gijón
Santander
Oviedo
Kantabrisches Gebirge
Bilbao
San Sebastián
Vitoria
Pamplona
Perpignan
Pyrenäen
Andorra
León
Vigo
Orense
Logroño
Burgos
Iberisches Randgebirge
Atlantischer Ozean
Valladolid
Duero
Zaragoza
Sabadell
Hospitalet
Badalona
Barcelona
Porto
Douro
Salamanca
Tarragona
Alcalá de Henares
Móstoles
Getafe
Portugal
Tajo
Spanien
Castellón de la Plana
Palma
Valencia
Tejo
Guadiana
Albacete
Lissabon
Badajoz
Elche
Alicante
Murcia
Córdoba
Jaén
Betische Kordillere
Cartagena
Mittelmeer
Huelva
Sevilla
Granada
Almería
Algier
Jerez de la Frontera
Cádiz
Málaga
Algeciras
Blida
Ech-Chéliff
Tellatlas
Tanger
Tétouan
Oran
Mostaganem
Sidi bel Abbès
Algerien
Er Rif
Marokko
Tlemcen
yerayi
ucedinis
p. bejarensis
p. paradoxa

Guenin, R. (1997): Heterogynidae. — S. 309–312 *in:* Lepidopterologen-Arbeitsgruppe (Hrsg.), Schmetterlinge und ihre Lebensräume, Arten, Gefährdung, Schutz. Bd. **2.** — Basel (Pro Natura, Schweizerischer Bund für Naturschutz), xi + 679 S.

Hopp, W. (1923): Eine Heterogynide in Südafrika (Lep.). — Deutsche Entomologische Zeitschrift, Berlin, **1923:** 244–245.

ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] (1999): International Code of Zoological Nomenclature, fourth edition, adopted by the International Union of Biological Sciences. — London (International Trust for Zoological Nomenclature, BMNH), xxix + 306 pp. — Available in the WWW under www.iczn.org/iczn/index.jsp.

Kirby, W. F. (1892): A synonymic catalogue of Lepidoptera Heterocera (moths), Bd. **1:** Sphinges and Bombyces. — London (Gurney & Jackson), xii + 951 S.

Lepiforum (2011): 03917 *Heterogynis paradoxa* Rambur, 1837 [aus dem Taygetos] (und andere dort zitierte Stellen im Forum). — URL: www.lepiforum.de/ cgi-bin/ lepiwiki.pl? Heterogynis_Paradoxa. — Zuletzt aufgesucht: 28. vii. 2011.

Leraut, P. (2006): Papillions de nuit d'Europe. Bd. **1,** Bombyx, Sphinx, Ècailles. — Verrières-le-Buisson (NAP Ed.), 387 S. [Heterogynidae S. 124–127, Taf. 41].

Marabuto, E., & Maravalhas, E. (2008): Contribuição para o conhecimento dos Lepidopteros do Sitio Natura-2000 "Montesinho–Nogueira", Tras-os-Montes, Portugal (Insecta, Lepidoptera). — Boletin Sociedad Entomológica Aragonesa, Lisboa, **43:** 145–151.

Meyer, F. (1919): Die Nährpflanzen der in Europa lebenden Raupen der Großschmetterlinge und ihre Bewohner. — Entomologische Zeitschrift, Frankfurt am Main, **33:** Beilage (1919/20), S. 1–144 [Heterogynidae S. 7].

Oberthür, C. (1922): Les Lépidoptères du Maroc. — S. 1–323, 381–403 *in:* Oberthür, C. (Hrsg.), Lépidoptèrologie comparée **19** (1): 404 S., Taf. 74–124.

Quique Luque, J. J. P. (ohne Jahr, Internetseite): Mariposas de la Provincia de Castellon. — URL: www.internatura.org/ estudios/ listas/ lmaripo. html. — Zuletzt aufgesucht: 13. vii. 2011.

Rambur, J. P. (1837): Notice sur plusieurs Lépidopères du midi de l'Espagne, parmi lesquels se trouve le Papillon *Eupheme* d'Esper. — Annales de Société entomologique de France, Paris, **5:** 573–588, Taf. 17.

Reisser, H. (1933): Spezieller Teil. — S. 61–97, 211–300, Taf. 4–9 *in:* Dürck, H., & Reisser, H., Beitrag zur Lepidopterenfauna des Rifgebirges von Spanisch-Marokko. — Eos, Madrid, **9:** 33–97, 211–300, Textfigs. 1–6, Taf. 1–9.

Ribbe, C. (1909): Beiträge zu einer Lepidopteren-Fauna von Andalusien (Süd-Spanien). Macrolepidopteren. — Deutsche Entomologische Zeitschrift Iris, Dresden, **23:** 1–395, Taf. 1–2.

Rungs, C. E. E. (1980): Catalogue raisonné des Lépidoptères du Maroc. Tome I. — Travaux de l'Institut Scientifique, (Série Zoologique), Rabat, **39:** [xiv] + 222 S., 2 Karten.

Seitz, A. (1912): 21. Familie, Heterogynidae. — S. 349–350, Taf. 50 (partim), *in:* Seitz, A. (Hrsg.) (1909–1913), Die Gross-Schmetterlinge der Erde, **2,** Die palaearktischen Spinner und Schwärmer. —- Stuttgart (A. Kernen), vii + 479 + [3] S., Taf. 1–56.

——, & Gaede, M. (1926): 3. Familie, Heterogynidae. — S. 39–40, Taf. 2 (partim) *in:* Seitz, A. (Hrsg.) (1926–1930), Die Gross-Schmetterlinge der Erde, **14,** Die afrikanischen Spinner und Schwärmer. — Stuttgart (A. Kernen), vii + 599 + vii S. + Taf. 1–80.

Silva Cruz, M. A., & Gonçalves, T. (1955): Notas Lepidopterólogicas. III. Contribuição Sistematica para o Inventario dos Heteroceros Portugueses. — Memórias e Estudos do Museu Zoológia da Universidade de Coimbra, **230:** 1–14.

——, & —— (1977): Catálogo sistemático dos macrolepidópteros de Portugal. — Anais da Faculdade de Ciências Universidade do Porto, **40:** 11–40.

Vegliante, F. (2005): Larval head anatomy of *Heterogynis penella* (Zygaenoidea, Heterogynidae), and a general discussion of caterpillar head structure (Insecta, Lepidoptera). — Acta Zoologica, Stockholm, **86** (3): 167.

——, & Zilli, A. (2004): Larval morphology of *Heterogynis* (Lepidoptera: Heterogynidae). — European Journal of Entomology, Ceské Budějovice, **101** (1): 165–184.

Warnecke, G. (1927): Gibt es xerothermische Relikte unter den Makrolepidopteren des Oberrheingebietes von Basel bis Mainz? — Archiv für Insektenkunde des Oberrheingebietes und der angrenzenden Länder (früher Mitteilungen der Badischen Entomologischen Vereinigung), Freiburg im Breisgau, **2** (3): 81–119.

Zilli, A. (1987): Osservationi sulle *Heterogynis* Rambur, 1837 dell'Africa settentrionale e descrizione di una nuova specie (Lepidoptera, Zygaenoidea, Heterogynidae. — Fragmenta Entomologica, Rom, **20** (1): 33–43.

—— (1998): Towards a redefinition of the Heterogynidae: a comparison between *Heterogynis* and *Janseola* (Zygaenoidea). — Abstracts XI. European Congress of Lepidopterology, Konsör (Denmark) 2002, S. 64.

——, Cianchi, R., Racheli, T., & Bullini, L. (1988): A new species from southern Italy in the *Heterogynis penella* complex (Lepidoptera. Zygaenoidea, Heterogynidae). — Bolletino del Museo regionale di Scienze naturali di Torino, Turin, **6** (1): 1–9.

——, & Racheli, T. (1989): Revisional notes on Spanish *Heterogynis* Rambur, 1837 (Lepidoptera: Heterogynidae). — Entomologist's Gazette, Wallingford, **40:** 125–152.

—— & —— (1990): Gregariousness, apterism, matrivory, and the natural history of a moth (Lepidoptera: Heterogynidae). — Animal and Human Biology, Rom, **2:** 7–40.

Eingang: 13. iv. 2011

 ISSN 0723-9912